Untersuchungen über eine fossile Konifere

von

Leopold Mogan.

(Mit 1 Tafel und 2 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. November 1903.)

Die wissenschaftliche Phytopaläontologie, welche die Pflanzenfossilien zum Gegenstande ihrer Forschung macht, hat die Aufgabe, fossil auftretende Pflanzenreste zunächst zu bestimmen und sodann, entsprechend der herrschenden phylogenetischen Richtung, den Zusammenhang dieser Formen mit den heute lebenden nachzuweisen; der letztere Zweck, der die angestrebte Aufstellung eines Stammbaumes mitherbeiführen helfen soll, wird erreicht, wenn fossile Funde sich als Zwischen- oder Übergangsformen in die systematisch angeordneten Reihen der rezenten Flora einstellen lassen, oder aber, was besondere Hervorhebung verdient, sich als die Stammformen von rezenten Pflanzenformen erweisen. Diesen gestellten Forderungen der Phytopaläontologie in einem speziellen Falle gerecht zu werden, ist in vorliegender Arbeit versucht worden.

In einem Ziegelwerke bei Leobersdorf nächst Baden in Niederösterreich wurden fossile Zapfen zu Tage gefördert, die Herr Karl Techet dem botanischen Museum der Wiener Universität als Geschenk überreichte.

Das schöne im besten Erhaltungszustande befindliche Material, welches der zweiten Mediterranstufe der Tertiärformation angehört, läßt sehr deutlich hervortretende äußere morphologische Verhältnisse erkennen, ohne indes irgend welche Anhaltspunkte für die vollständige Identifizierung mit einer rezenten Konifere zu bieten.

Die Abbildungen der Tafel I sollen diese morphologischen Eigentümlichkeiten zur Anschauung bringen, die bei aller Verschiedenheit der Zapfen dennoch dafür sprechen, daß ihre Zugehörigkeit zu einer Art angenommen werden kann.

Zur näheren Untersuchung wurde ein der mit Nummer 5 bezeichneten Form sehr ähnlicher Zapfen herangezogen.

Die allgemeine Form des Zapfens gleicht einigermaßen dem Fruchtzapfen von *Pinus halepensis* und auch die Größe ist annähernd damit übereinstimmend. Die Abflachung infolge des Druckes der darüber gelagerten Gesteinsmassen ist eine sehr bedeutende. Die allgemeine morphologische Betrachtung gestattet es, mit Gewißheit zu beurteilen, daß es eine *Pinus*-Art ist, deren Fruchtzapfen sich in dem Fossil erhalten hat; diese Deutung stützt sich insbesondere darauf, daß die vorhandenen Fruchtschuppen-Apophysen sich mit voller Klarheit an den Enden der Fruchtschuppen abheben. Der gewaltige Druck hat wohl eine Verflachung der Apophysen bewirkt, doch ist eine Verwischung ihres rhombischen Umrisses dadurch nicht eingetreten, und auch der zentral gelegene Höcker, sowie vier in die Ecken verlaufende Rippen bieten sich der Beobachtung dar.

Mit Rücksicht auf diese Merkmale konnte nun die Zugehörigkeit des Fossils zur Sectio *Pinaster* ausgesprochen werden und der Ausschluß der Sektio *Strobus* erfolgen;[1] eine Identifizierung aber mit einer rezenten *Pinus*-Art dieser Gruppe war auf Grund des morphologischen Vergleiches nicht möglich. Um in dieser Hinsicht die Untersuchung erfolgreich zu gestalten, bedurfte es erst einer vergleichend anatomischen Betrachtung, welcher die Fruchtschuppen der in Beziehung stehenden rezenten Formen, sowie die des Fossils unterworfen wurden. Besonders eignen sich für diesen Zweck die mikroskopischen Querschnittsbilder, welche eine gute Übersicht gewähren.

Schnitte durch verholzte Fruchtschuppen von rezenten *Pinus*-Arten werden leicht erhalten, wenn das Material, nach

[1] Vergleiche: A. Eichler in Engler-Prantl »Natürliche Pflanzenfamilien« II. Teil, I. Abt., p. 71.

vorherigem Kochen in Wasser, während eines Zeitraumes von zwei bis drei Tagen in eine Mischung von gleichen Teilen Alkohol und Glyzerin gelegt wird.[1]

Diese Methode stellt sich indes bei der versteinerten Schuppe als unwirksam heraus, weil die vorhandenen Inkrustationen den Aufweichungsvorgang behindern. Wiederholte Versuche ergaben jedoch, daß nach Einlegen des Objektes in verdünnte Salzsäure durch wenige Tage hindurch, diese Zeitdauer ist eben eine Funktion des Konzentrationsgrades der Säure, ein Zustand erreicht wird, bei dem sich unter Beobachtung einiger Vorsicht sehr brauchbare Schnitte erzielen ließen.

Die Natur des Lösungsmittels, sowie die Erscheinung des Aufbrausens bei Berührung mit der Säure weisen auf eine Verkalkung des karbonisierten Fossils hin.

Der allgemeine Bauplan der *Pinus*-Fruchtschuppen ist im wesentlichen bei allen Arten ein analoger und soll in seinen Grundzügen am Querschnittsbilde von *Pinus montana* erläutert werden. (Siehe Abbildung, Fig. 1.)

Die für jedes Abietineenblatt charakteristischen Merkmale der Symmetrie und Dorsiventralität treten auch hier typisch hervor. Von den zwei in der Ebene des Querschnitts möglichen normalen Axen ist die von vorn nach hinten gerichtete kurz und heteropol, während die von rechts nach links verlaufende bedeutend länger und homopol ist. Die Dorsalseite, in der natürlichen Lage am Zapfen nach außen gewendet, zeigt eine sanfte Wölbung, die Ventral-Innenseite nimmt einen geraden Verlauf; die größte Breite erreicht das Blatt in der Mitte, gegen beide Seiten tritt Verjüngung ein. An der Ventralseite erkennt man eine hypodermale Sklerenchymschicht, der eine an der reifen Schuppe nur mehr in wenigen Fragmenten erhaltene Epidermoidalschicht vorlagert; das Sklerenchym wechselt an einzelnen Stellen an Mächtigkeit, setzt sich aber meist aus zwei Zellreihen zusammen, deren Elemente polygonale Querschnittsform haben und selten eine so weitgehende Wandverdickung erfahren, daß die Zellumina zur Gänze verschwinden. Daran reiht sich das Grundparenchym mit Zellen

[1] E. Strasburger: Großes botanisches Praktikum, S. 43, III. Aufl.

von teils rundlicher, teils polygonaler Gestalt, die bald lückenlos, bald durch weite Intercellularen getrennt angeordnet sind und Inhaltsreste führen, welche sich als hellgelbe bis bräunliche Masse darstellen. Nach der Dorsalseite wird das Parenchym von einem hypodermalen Sklerenchymgewebe abgegrenzt,

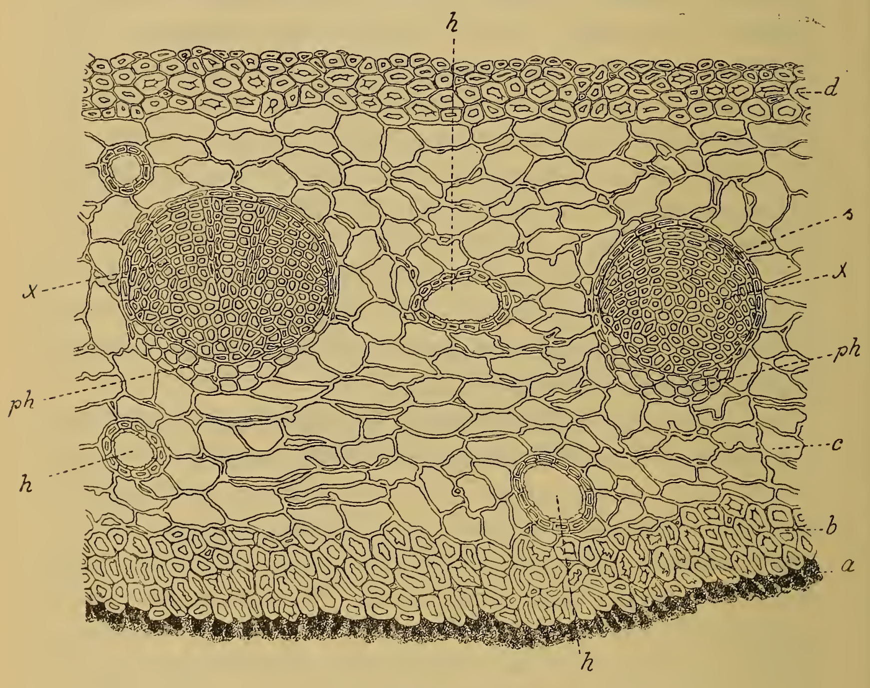


Fig. 1.

Stück eines Querschnittes durch die Fruchtschuppe von *Pinus montana*; 100fach vergrößert.

dessen Elemente im Bau mit denen der Ventralseite übereinstimmen, oft jedoch, eine mehr längliche Querschnittsform annehmend, viel dichter und mächtiger gelagert sind, so daß nicht selten fünf bis sechs Zellreihen unterschieden werden können. Immer findet sich an dieser Seite die Epidermoidalschicht ganz erhalten, bestehend aus Zellen, deren Lumen vollständig von einer dunkelbraunen Masse erfüllt ist und die deshalb total undurchsichtig erscheinen. Gewöhnlich in der

Mittelschicht des Mesophylls treten die kollateralen Gefäßbündel auf, von nahezu kreisrunder Gestalt im Querschnitt, meist sieben bis neun an der Zahl und einen wenig divergierenden Verlauf nehmend; sie sind von einer einschichtigen Gefäßbündelscheide umschlossen. Die Elemente des bedeutend überwiegenden Xylems sind dickwandig, radiär gestellt, während der nach außen gelegene Phloemteil nur von geringer Mächtigkeit ist. Im ganzen Parenchym sind Harzgänge eingebettet, deren Anordnung insoferne als gesetzmäßig bezeichnet werden kann, als sich stets ein großer Gang zentral zwischen zwei Gefäßbündel einschaltet, und die anderen, kleineren, an der Dorsalseite häufiger sind. Die Harzgänge gehören dem Typus, welcher den Blättern der *Pinus*-Arten eigen ist, an, indem sie an der Peripherie eine Lage von dickwandigen Zellen führen, deren Querdurchmesser relativ gering ist.

Ein Vergleich der Querschnittsbilder von Fruchtschuppen der wichtigsten rezenten *Pinus*-Formen ergab nicht unwesentliche Differenzen in Bezug auf den anatomischen Bau, weshalb eine kurze Übersicht der hauptsächlichsten Unterschiede mit dem Bemerken gegeben wird, daß nur Schuppen völlig reifer Zapfen und zwar an analogen Stellen zur Untersuchung gelangten.

Pinus silvestris zeigt, mit Rücksicht auf die beschriebenen Verhältnisse von *Pinus montana*, eine so große Annäherung der Gefäßbündel, daß der zentrale Harzgang des öftern die Scheiden tangiert; die Zellen des Grundparenchyms schließen dicht aneinander, fast lückenlos und sind meist von runder Gestalt; jener braune Inhaltsstoff, welcher bei *Pinus montana* nur als Wandbelag auftritt, erfüllt hier nicht selten das ganze Zellumen. Eine sehr bemerkenswerte Abweichung äußert sich im Sklerenchym der Dorsalseite darin, daß es von größerer Mächtigkeit ist, indem sich an seiner Zusammensetzung sieben bis acht Zellreihen beteiligen, und als besonders charakterisierend für *Pinus silvestris* soll hervorgehoben werden, daß die zahlreichen Harzgänge nicht allein im Parenchym, sondern auch im Sklerenchym dieser Seite lagern.

Für *Pinus nigra* ergibt sich als typisches Merkmal die nicht seltene Vereinigung von Gefäßbündeln zu Doppel-Gefäßbündeln,

und bei Betrachtung der Harzgänge zeigt sich die Erscheinung, daß der bei anderen Formen gesetzmäßig anzutreffende große zentral gelegene Gang eine Größendifferenz gegenüber den anderen nicht aufweist. Die Grundgewebselemente, nur in ihrer Minderheit den bereits erwähnten braunen Körper als Wandbelegung führend, schließen sich in ihrer Gruppierung an *Pinus montana* an, doch ist auch hier das Dorsalsklerenchym zu mächtigerer Ausbildung gekommen; an die bei der reifen Schuppe leicht abfallende Epidermoidalschicht reihen sich als Sklerenchym fünf bis sieben Zellschichten mit Elementen, die eine auffallende Längsstreckung erfahren haben.

Bei *Pinus halepensis* fehlen ebenfalls die Epidermoidalschichten, jedoch ist bei dieser Form zu beobachten, daß jene dunkelbraune Masse, welche sonst nur den Dorsalepidermoidalzellen eigen ist, auch in den Elementen des Sklerenchyms dieser Seite sich findet. Die Sklerenchyme sind schwach ausgebildet, die Wandverdickung an vielen Stellen ist so gering, daß namentlich an der Ventralseite eine Abgrenzung gegen das Parenchym nahezu verwischt ist. Das Grundparenchym, aus dünnwandigen, polygonalen Zellen bestehend, die recht spärliche Wandbelegung haben, ist locker, und Gefäßbündel, sowie Harzgänge bieten im Vergleiche mit den vorerwähnten Arten nichts von besonderer Auffälligkeit.

Obwohl die Sectio *Strobus* schon im voraus aus allgemein morphologischen Gründen auszuschalten war, so wurde doch der Vollständigkeit wegen in *Pinus Peuce* auch ein Vertreter dieser Gruppe untersucht. Da ist zunächst der meist vollständige Mangel auch der Dorsalepidermoidalschichte zu konstatieren. Die Sklerenchymgewebe an beiden Seiten sind nur schwach entwickelt, wobei die Wandverdickung ihrer Zellen eine mäßige ist, so daß die Lumina immer recht deutlich wahrgenommen werden. In den Vordergrund tritt das Grundgewebe, mit locker angeordneten polygonalen Zellen, in welchen wohl auch die braune Masse bemerkt wird, eine Ausfüllung des Lumens aber nie vorkommt. Die Gefäßbündel sind verhältnismäßig klein, dadurch erscheint der zentrale Harzgang relativ sehr groß, und es gehört nicht zur Seltenheit, daß dieser Gang die Gefäßbündel an Größe übertrifft.

Von der fossilen Form ist zunächst hervorzuheben, daß schon äußerlich an der Schuppe, so wie bei der Gesamtform des Zapfens, die Einwirkung der stattgehabten Kompression sehr merkbar ist; ihr stärkster Einfluß macht sich jedoch in den Geweben geltend, indem fast sämtliche Rundformen eine Längsstreckung in der auf die Druckrichtung senkrechten Ebene erfahren haben. Die Betrachtung des anatomischen Baues der Schuppe läßt in Bezug auf Bau und Orientierung der Elemente Verhältnisse erkennen, welche denen von *Pinus*

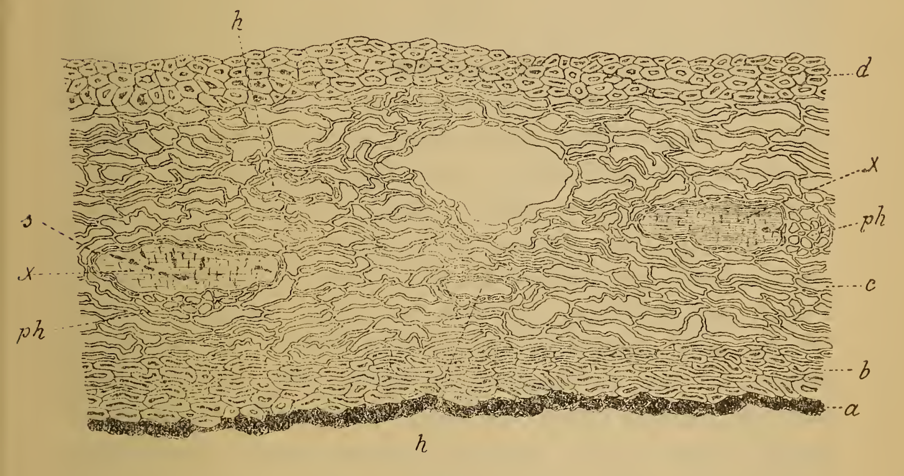


Fig. 2.

Stück eines Querschnittes durch die Fruchtschuppe von *Pinus prae-montana*; 120fach vergrößert.

montana vollkommen analog sind, wenn die infolge der Kompression eingetretenen sekundären Veränderungen in entsprechende Berücksichtigung gezogen werden. Die Schuppe erscheint fast gleichbreit im Querschnittsbild, da die bei rezenten Formen auffallende Wölbung der Dorsalseite vom Drucke so ziemlich ausgeglichen wurde, und der sicheren Bestimmung dieser Seite dient die stets vorhandene, undurchsichtige Epidermoidalschichte, welche der Ventralseite immer fehlt. Die Epidermoidalschicht setzt sich aus relativ dünnwandigen Elementen zusammen, die im ganzen Lumen von

der bereits angeführten dunkelbraunen, undurchsichtigen Masse erfüllt sind. Das Dorsalsklerenchym, aus drei bis vier Zellreihen gebildet, läßt Zellen erkennen, die ursprünglich wohl parallel dem Querdurchmesser des Bildes längsgestreckt waren, jetzt aber, infolge Drucks, eine derartige Verschiebung erlitten, daß die wegen starker Wandverdickung nur strichförmigen Zellumina parallel dem Längsdurchmesser gestellt sind. Das hypodermale Sklerenchym an der Ventralseite zeigt längliche Zellenquerschnitte neben solchen, welche die primäre Polygonalform beibehielten und eine bestimmte gleichartige Orientierung der Lumina, wie sie die Dorsalseite zeigt, ist nicht bemerkbar. Im Grundgewebe hat sich überall der Übergang von Rundformen in langgestreckte vollzogen; die dünnwandigen, weitlumigen Zellen sind locker gelagert, an manchen Stellen treten große Interzellularräume auf, und die als Wandbelag vorkommenden spärlichen Inhaltsreste entsprechen genau jener gelb-bräunlichen Masse rezenter Formen. Bei vielen Elementen ist die infolge Kompression hervorgerufene Deformation eine so weitgehende, daß die ursprünglich polygonale Zelle in eine längliche, mehrfach gewundene überführt wurde, bei der zwei gegenüberliegende Wandstellen zur Berührung kamen und so der Eindruck erweckt wird, als hätte man mehrere kleinere Zellen vor sich. Eine starke Veränderung erfuhren die in der Mesophyll-Mittelschichte eingebetteten Gefäßbündel. Zahl und Anordnung stimmen zwar recht gut mit den Verhältnissen bei *Pinus montana* überein, doch hat die Druckwirkung eine Gestaltsumwandlung hervorgerufen; im Querschnitte ist die Kreisform zur schmalelliptischen geworden, bei der die große Axe, in Parallelstellung zum Bildlängsdurchmesser, die kleine fünf bis sechsfach an Größe übertrifft. Die aus einer Zellreihe hervorgegangene Scheide hebt sich deutlich ab, während eine Abgrenzung der einzelnen Xylemelemente gegeneinander nicht wahrnehmbar ist, so daß das Xylem den Anblick einer ganz undifferenzierten hellgelben Masse bietet, in welcher häufig nahezu parallel zum Längsdurchmesser verlaufende Markstrahlen auftreten, die bei rezenten Formen ausgesprochen radiär verlaufen. Das Phloem, in der für collaterale Gefäßbündel typischen Stellung ist

zuweilen lateral verschoben; seine Elemente sind gut ausgebildet, deutlich abgegrenzt und an Zahl den rezenten Formen überlegen; gegenüber dem Xylemteil tritt das Phloem stark zurück. Harzgänge finden sich im ganzen Grundparenchym und wird von der durch Druck hervorgerufenen Formänderung abgesehen, so haben die bezüglichen Angaben für *Pinus montana* Geltung.

Ein Vergleich dieses Baues mit den beschriebenen anatomischen Verhältnissen bei den rezenten Formen ergibt das zweifellose Resultat, daß unter den zur Untersuchung herangezogenen Formen eine Ähnlichkeit nur zwischen dem Fossil und *Pinus montana* nachweisbar ist. Dabei ist die konstatierte Ähnlichkeit nicht bloß relativ zu nehmen, sondern absolut so groß, daß es eines Vergleiches mit anderen der Betrachtung nicht unterworfenen *Pinus*-Arten nicht mehr bedarf.

Haben die vorangegangenen Ausführungen bezweckt, der ersten phytopaläontologischen Forderung, das ist der Bestimmung des Fossils, zu genügen, so soll nun die Aufgabe auch in ihrem zweiten Teil und zwar in dem Sinne einer Lösung zugeführt werden, daß die Erbringung eines Wahrscheinlichkeitsbeweises für den genetischen Zusammenhang des Fossils mit einer rezenten Form versucht wird.

Hiezu sei bemerkt, daß die folgende Darstellung in pflanzengeographischer Hinsicht sich auf die Schlüsse stützt, welche Herr Prof. Dr. Richard v. Wettstein in seiner monographischen Studie über *Picea omorica* zieht.[1]

Mit Rücksicht auf die Beziehungen der geschilderten Form zu anderen bisher beschriebenen fossilen *Pinus*-Arten wird erwähnt, daß aus der großen Zahl von Arbeiten nur diejenigen Berücksichtigung finden konnten, die mit der vorliegenden Untersuchung in engerem Zusammenhang stehen, und zwar:

H. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, p. 311.

A. Schenk, Die fossilen Pflanzenreste in: Handbuch der Botanik, IV. Bd.

---

[1] Picea Omorica, eine monographische Studie von Dr. R. v. Wettstein, S. 45 bis 55 des Separatabdruckes a. d. Sitzungsberichten der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturw. Klasse, Bd. XCIX, 1891.

A. Eichler, a. a. O., p. 73.

C. v. Ettingshausen, Beiträge zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzenarten.

F. Unger, Sylloge plantarum fossilium.

Von allen in diesen Werken zur Beschreibung gebrachten Formen käme in erster Linie die *Pinus prae-pumilio* Ett. in Betracht, welche Ettingshausen aus den tertiären Ablagerungen von Fohnsdorf und Parschlug erwähnt. Doch erfolgte die Aufstellung auf Grund von Nadelpaaren, Fruchtschuppen und Samen, die eine Deutung mit Sicherheit kaum zulassen, eine Identifizierung aber mit unserer Form bestimmt ausschließen.

Pinus pinastroides Ung. mit Zapfen, welche gleichfalls den tertiären Schichten von Fohnsdorf in Steiermark entstammen, zeigt solche Unterschiede im Bau und in der Größe des Zapfens, daß eine Gemeinschaft mit dem untersuchten Fossil gewiß nicht anzunehmen ist.

Die anderen in den zitierten Werken besprochenen Formen sind außer jeden Betracht.

Überblickt man die Grade der Annäherung, welche die der Untersuchung unterzogenen rezenten Formen, sowie die bezeichneten Fossilien, zu unserer beschriebenen Form erkennen lassen, so ergibt sich die Tatsache, daß es sich um eine Pflanze handelt, welche *Pinus montana* sehr nahe steht und mit Recht als *Pinus prae-montana* bezeichnet werden darf. Die Reste wurden nur deshalb nicht direkt als *Pinus montana* angesprochen, weil die Größenunterschiede zwischen dem rezenten und fossilen Zapfen zu erheblich sind; es ergaben nämlich die Messungen am Zapfen von *Pinus prae-montana* eine durchschnittliche Länge von 7·5 *cm* bei einer Breite von 3 *cm*, wobei letztere infolge der Lateral-Kompression noch vermehrt wurde; das sind Dimensionen, welche mit den entsprechenden von *Pinus montana* nicht im Einklang stehen.

Wenn stets die Bezeichnung *Pinus montana* gewählt wurde, so erfolgte dies in der Absicht, einen Sammelnamen für die mitteleuropäischen Krummholzkiefern zu verwenden.[1]

---

[1] Vergleiche: Willkomm M., Versuch einer Monogr. der europ. Krummholzkiefer in Tharand. Jahrb. XIV. p. 166. — Beck G., v., Die Nadelhölzer Niederösterreichs, aus den Blättern des Vereines für Landeskunde v. Niederöst., Jahrg. 1890, p. 34 bis 87.

Von besonderem pflanzengeographischen Interesse wäre es, wenn andere Funde die Richtigkeit der in hohem Maße wahrscheinlichen Behauptung bestätigen würden, daß zur Tertiärzeit am Ostrande der Alpen eine *Pinus*-Art vegetierte, welche durch bedeutendere Dimensionen der Fruchtzapfen von der rezenten *Pinus montana* abwich. Die unter dem Namen *Pinus montana* zusammengefaßten Krummholzkiefern sind gegenwärtig in ihrer Verbreitung auf die alpine und subalpine Region der Gebirge Mittel- und Südeuropas beschränkt; sie stehen keiner der heutigen *Pinus*-Arten so nahe, daß eine phylogenetische Ableitung ohne besondere Schwierigkeit möglich wäre. Das Vorkommen im Süden Europas, ihr Auftreten in diluvialen und interglacialen Ablagerungen sprechen überdies für ein relativ hohes Alter, wodurch die Vermutung, daß die vorliegenden Fragmente einer Pflanze angehören, die im Tertiär verbreiteter war und zu *Pinus montana* in genetischen Beziehungen steht, nur an Boden gewinnt. Der Eintritt der Eiszeit schränkte wahrscheinlich das Vegetationsgebiet von *Pinus prae-montana* immer mehr ein, das sich zu dieser Zeit weit über dem Ostabhang der Alpen erstreckt haben dürfte. Fortschreitende Vergletscherung und die damit verbundene ungünstige klimatische Veränderung machten in der Folge das Vorkommen von *Pinus prae-montana* zur Unmöglichkeit, es trat das Aussterben der Pflanze ein; während die den rauheren Verhältnissen der höheren Lagen bereits angepaßte von jener abgeleitete *Pinus montana* diese Epoche überdauern konnte.

Als Resultat der Untersuchung ergibt sich somit der Nachweis einer der rezenten *Pinus montana* nahe verwandten *Pinus*-Art, deren Auftreten am Nordostrande der Alpen ins Tertiär fällt und für die der Name *Pinus prae-montana* in Vorschlag gebracht werden konnte.

Wenn an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein für die im weitestgehenden Maße erteilte Unterstützung und Förderung nochmals der herzlichste Dank ausgesprochen wird, so soll damit nicht nur einer Verpflichtung, sondern auch einem warm gefühlten Bedürfnis entsprochen werden.

Tafelerklärung.

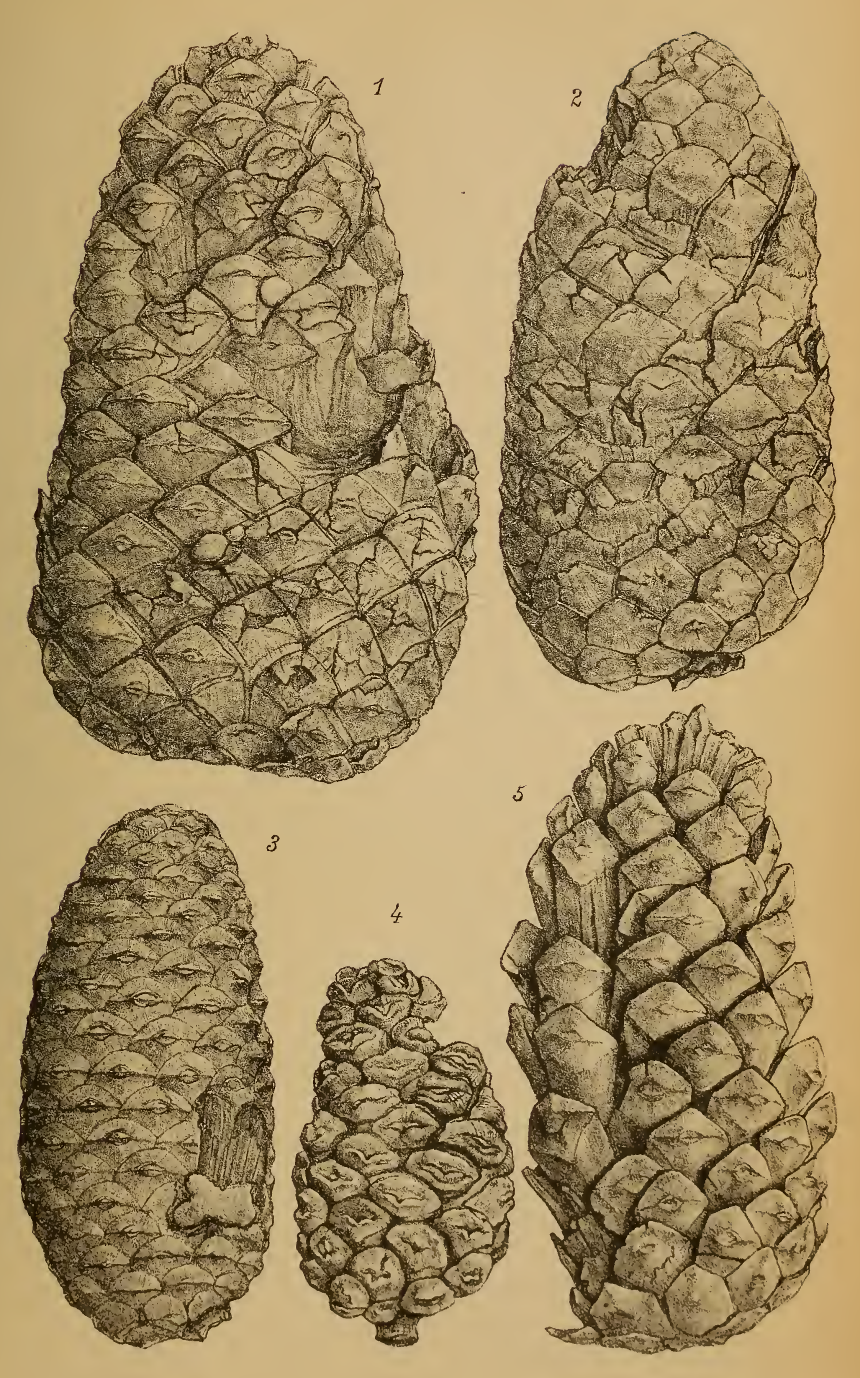
Fig. 1 bis 5, Zapfen von *Pinus prae-montana* in natürlicher Größe. Der anatomisch untersuchte Zapfen glich der mit Nr. 5 bezeichneten Form.

Figurenerklärung

zu den beiden Abbildungen auf p. 4 und 7.

a Dorsale Epidermoidalschicht
b Dorsalsklerenchym
c Grundparenchym
d Ventralsklerenchym
x Xylem
ph Phloem
h Harzgang
s Gefäßbündelscheide.

Mogan, L.: Untersuchungen über eine fossile Conifere.



A. Swoboda n. d. Natur gez. u. lith.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien